# Die Conjugation von Stentor coeruleus und Stentor polymorphus.

---

Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung der philosophischen Doktorwürde**

der

Hohen philosophischen Fakultät
(Sektion II)

der

**Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München**

eingereicht

von

**Walter Mulsow**
aus Neubrandenburg (Mecklenburg).

Tag der Promotion: 24. Juli 1912.

---

**München 1913.**

# Die Conjugation von Stentor coeruleus und Stentor polymorphus.

---

Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung der philosophischen Doktorwürde**

der

Hohen philosophischen Fakultät
(Sektion II)

der

**Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München**

eingereicht

von

**Walter Mulsow**
aus Neubrandenburg (Mecklenburg).

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Tag der Promotion: 24. Juli 1912.

---

**München 1913.**

*Nachdruck verboten.*
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung . . . . . 2
Material . . . . . 2
I. *Stentor coeruleus* . . . . . 3
a) Allgemeines, Beobachtung am lebenden Objekt . . . . . 3
b) Fixierung, Methoden . . . . . 4
c) Verhalten des Protoplasmas . . . . . 5
d) Verhalten des alten Macronucleus . . . . . 5
e) Verhalten der alten Micronuclei . . . . . 6
1. Wachstumsperiode . . . . . 6
2. „Vermehrungsteilungen“ . . . . . 6
3. Reifungsperiode . . . . . 9
4. Bildung der Geschlechtskerne . . . . . 10
5. Übertritt des Wanderkernes . . . . . 11
6. Befruchtung . . . . . 11
7. Zweite Teilung . . . . . 12
8. Trennung der Copula . . . . . 12
9. Differenzierung des neuen Macro- und Micronuclei . . . 12
10. Vermehrung der neuen Micronuclei . . . . . 12
11. Ausbildung des neuen Macronucleus . . . . . 13
12. Pathologische Entwicklung . . . . . 14
II. *Stentor polymorphus* . . . . . 14
a) Allgemeines . . . . . 14
b) Verhalten der Micronuclei . . . . . 15

Seite
1. Wachstum und Vermehrungsteilungen . . . . . 15
2. Reifungsperiode . . . . . 16
3. Bildung der Geschlechtskerne . . . . . 16
4. Übertritt des Wanderkernes . . . . . 17
5. Befruchtung . . . . . 17
6. Erste Teilung . . . . . 18
7. Zweite Teilung . . . . . 18
8. Dritte Teilung . . . . . 18
9. Differenzierung der neuen Macro- und Micronuclei . . . 18
10. Trennung der Copula . . . . . 19
11. Ausbildung der neuen Micronuclei . . . . . 19
12. Ausbildung des neuen Macronucleus . . . . . 20
c) Macronuclei und Micronuclei . . . . . 21
d) Chromosomen und Reduktion . . . . . 22
III. Abnorme Conjugation von drei Tieren . . . . . 22
Schluß . . . . . 23
Literaturverzeichnis . . . . . 23

Über die Conjugation der Stentoren finden sich in der bisherigen Literatur nur kurze Angaben von STEIN, BALBIANI und JOHNSON und eine eingehendere Arbeit von HAMBURGER. Während den früheren Autoren nur sehr geringes Material vorlag, konnte HAMBURGER 55 Copulae von *Stentor coeruleus* untersuchen und kam zu folgenden Anschauungen. Von den vielén Micronuclei machen wahrscheinlich nur zwei Reifungsteilungen durch, die also acht Kerne ergeben. Über die Befruchtung war nichts festzustellen. Im Exconjuganten fanden sich mehrere Placenten auf verschiedenen Stadien des Wachstums. Die Differenzierung der neuen Macronuclei und Micronuclei konnte HAMBURGER nicht beobachten, ebensowenig die völlige Rekonstruktion des Kernapparates, die nach BALBIANI 8 bis 10 Tage beansprucht. Da es HAMBURGER im Laufe von zwei Jahren niemals gelang, Conjugationen in größeren Mengen zu finden, so nimmt sie an, daß man bei *Stentor* von Conjugationsepidemien nach Art anderer Infusorien nicht sprechen könne.

Im Mai 1911 fand ich zufällig Conjugationen von Stentoren in solchen Massen, daß ich mich entschloß, das Material zu verarbeiten. Ich hatte aus einem Teiche bei Possenhofen Stentorenmaterial ins Institut gebracht, um es als Futter für Kulturen von *Actinosphaerium Eichhorni* zu verwenden. In den Gefäßen befand sich außer den

Stentoren noch reiches Material von anderen Infusorien, Cladoceren, Copepoden und anderen Tiergruppen. Dagegen waren keinerlei höhere Pflanzen darin, und das Wasser wurde auch nicht erneuert. Nach Verlauf von 8—10 Tagen, nachdem das Material ins Institut gebracht war, begann unter den Stentoren eine starke Conjugationsepidemie. Es ist das deswegen erwähnenswert, weil auch Johnson sein Material unter ganz analogen Bedingungen und zu derselben Jahreszeit fand. In meinem Kulturglase traten gleichzeitig auch bei Paramäcien und Frontonien Conjugationsepidemien auf. Außerdem gelang es mir noch je einmal im Juni und im Herbst 1911 Conjugationsmaterial auf demselben Wege zu erhalten. Jedesmal befand sich in den Gefäßen eine reiche Fauna, der kein Futter neu zugeführt wurde, und jedesmal trat nach 6—10 Tagen die gewünschte Conjugationsepidemie auf. In kleinerem Umfange konnte ich denselben Vorgang noch mehrfach im Institut beobachten. Dagegen habe ich bisher niemals in frisch gefangenem Stentorenmaterial eine Conjugation gefunden.

Experimente zur Hervorrufung von Conjugationen habe ich nicht in genügender Zahl gemacht und kann daher nach meinen Erfahrungen nur die Vermutung aussprechen, daß ungünstige Bedingungen die Stentoren zur Conjugation veranlassen. Dafür spricht es auch, daß in den Kulturen, wenn man sie sich selbst überläßt, schon wenige Tage nach der Conjugationsepidemie kein einziger Stentor mehr am Leben bleibt. Jedenfalls steht fest, daß auch bei Stentor ausgesprochene Conjugationsepidemien vorkommen und zwar unter ähnlichen Bedingungen wie bei anderen Infusorien. Übrigens wurden im hiesigen zoologischen Institut auch früher mehrfach ähnliche Epidemien bei Stentor beobachtet.

Außer *Stentor coeruleus*, von dem ich etwa 3000 Copulae zur Verfügung hatte, fand ich in bedeutend geringerer Zahl auch Copulae von *Stentor polymorphus*. Ich werde im folgenden zuerst meine Befunde an *St. coeruleus*, dann die an *St. polymorphus* beschreiben.

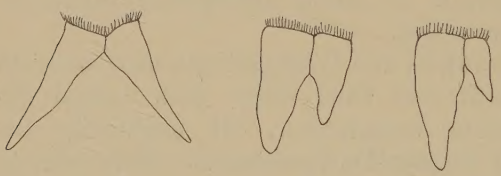
---

## I. *Stentor coeruleus.*

Am lebenden Objekt ist über die Conjugation von *Stentor coeruleus* wenig festzustellen. Zwei Tiere legen sich, wie das schon von früheren Autoren beschrieben wurde, mit ihren adoralen Enden seitlich aneinander und verkleben ziemlich fest miteinander. Wenn die

Tiere auf der Unterlage festsitzen, so bilden ihre Längsachsen einen rechten oder spitzen Winkel miteinander (Textfig. A); wenn sie frei umherschwimmen, liegen die Längsachsen annähernd parallel (Textfig. B). Häufig sind die beiden Tiere von verschiedener Größe; die Differenz wird manchmal extrem (Textfig. C), wie dies auch von JOHNSON beschrieben wird. Ich möchte dem aber keine besondere Bedeutung beimessen, da gut die Hälfte aller Copulae zwei Tiere von ziemlich gleicher Größe zeigt. Dagegen scheinen ganz allgemein die conjugierenden Stentoren kleiner zu sein als die vegetativen.

Die Dauer der Conjugation ist schwer festzustellen, da es nur durch einen glücklichen Zufall gelingen könnte, den Moment zu beobachten, in dem sich zwei Tiere zur Copula vereinigen. Ich isolierte wiederholt Tiere, die sich schon in der Copula befanden und untersuchte, wie lange sie nach der Isolation noch darin verblieben. Mehrfach blieben die Tiere noch 24—30 Stunden; selten aber über 30 Stunden vereinigt. Die normale Dauer der Conjugation dürfte daher ungefähr 30 Stunden betragen.




HAMBURGER hatte Exconjuganten in Uhrschälchen in der feuchten Kammer nur bis zum fünften Tage am Leben erhalten. Ich benutzte zur Kultur der Exconjuganten kleine Zylindergläser mit 3—4 cm Wasserhöhe. In diesen konnte ich bei sorgfältigem Wasserwechsel mehrfach Exconjuganten bis zu 20 Tagen nach der Conjugation züchten.

Da die Kernverhältnisse, wenigstens das Verhalten der Micronuclei, am lebenden Objekt nicht untersucht werden können, wurden die Copulae meist sofort fixiert.

Zur Fixierung wurden vorwiegend Sublimatgemische, besonders die SCHAUDINN'sche Flüssigkeit, daneben auch Pikrinessigsäure, FLEMMING'sche Lösung und anderes benützt. Das Protoplasma verhielt sich sehr verschieden; es war selten tadellos, häufig schlecht fixiert. Dagegen gaben die Kerne, besonders bei Anwendung SCHAUDINN'scher Flüssigkeit, fast immer befriedigende Bilder.

Totalpräparate, auch Quetschpräparate, sind zur Untersuchung feinerer Einzelheiten ziemlich unbrauchbar; eingehende Studien erlaubt nur die Schnittmethode.

Ich habe etwa 2000 Copulae in Paraffin eingebettet und einzeln in Schnittserien von 7,5 $\mu$ oder 5 $\mu$ Dicke zerlegt. Zur Färbung

wurde vorwiegend mit gutem Erfolg Hämatoxylin nach Heidenhain benutzt; andere Färbungen ergaben weniger gute Bilder.

Die Untersuchung bietet manche Schwierigkeiten. Einmal sind die wichtigsten Objekte, Micronuclei und deren Mitosen, sehr klein. Außerdem weiß man nie, in welchem Stadium sich die vorliegende Copula befindet, und eine richtige Seriierung der Bilder ist daher erst möglich, wenn überall möglichst viele Übergangsstadien gefunden sind. Schließlich verlaufen die interessantesten Vorgänge, die Befruchtung und die unmittelbar vorher und nachher stattfindenden Veränderungen des Kernapparates, sehr rasch und finden sich demnach im Material sehr selten, während Ruhestadien und dergleichen in den Präparaten sehr viel vorkommen.

Auf den Schnittpräparaten zeigt sich, daß die Art der Verschmelzung beider Tiere sehr variabel ist. Das Protoplasma kann durch eine mehr oder weniger dicke Scheidewand getrennt sein (Fig. 4, 5 u. 10); es kann aber auch eine schmale oder breite Protoplasmabrücke von einem Tier in das andere führen. Das geht so weit, daß häufig in der Mitte Macronucleusteile oder Micronuclei liegen, von denen man nicht feststellen kann, zu welchem Tier sie gehören. Diese Protoplasmabrücke erscheint ganz unabhängig von dem Entwicklungsstadium der Copula, bald auf früheren, bald auf späteren Stadien. Erwähnenswert ist noch folgendes. Wenn zur Zeit der Überwanderung des Wanderkerns eine solche Protoplasmabrücke besteht, so wird sie von dem Wanderkern *nicht* benutzt; vielmehr wandert dieser an eine Stelle, wo eine Membran zwischen beiden Tieren besteht, und durchbricht sie in der Art, wie ich es später beschreiben werde.

Schließlich ist noch festzustellen, daß jedesmal vor der Befruchtung nicht nur der Wanderkern, sondern auch eine erhebliche Menge Protoplasma von einem Tier in das andere eindringt. Es ist dies der „Hof“ von homogenem, dichtem Protoplasma, der hinter dem Wanderkern den Übertritt mitmacht und dann im Plasma des anderen Tieres aufgeht (Fig. 6, 8 und 9).

Der Macronucleus erfährt während der Conjugation folgende Veränderungen. Nachdem in den jüngsten Stadien noch die „Rosenkranzform“ des vegetativen Stentors bestanden hat, zerreißen schon früh die dünnen Verbindungsstränge zwischen den einzelnen Gliedern des Rosenkranzes. Die Glieder selbst, etwa 12—15 an der Zahl, nehmen eine kuglige Gestalt an und bleiben so, stets stark färbbar, während der ganzen Dauer der Conjugation und in der ersten Zeit nach der Trennung der Copula erhalten. Erst wenn die zu neuen

Macronuclei bestimmten Placenten im Exconjuganten ungefähr die Größe normaler Macronucleusglieder erreicht haben, verlieren die alten Macronuclei ihre Färbbarkeit und degenerieren bald darauf. Fig. 29 zeigt einen degenerierenden alten Macronucleusteil, Fig. 27 neue Macronucleusanlagen zu derselben Zeit. Etwa 24—30 Stunden nach der Exconjugation findet dieser Vorgang statt, und einige Stunden darauf ist von den alten Macronuclei keine Spur mehr vorhanden. Es ist demnach anzunehmen, daß bei Stentor die alten Macronuclei ihre Funktion so lange fortsetzen, bis die neuen Macronuclei sie übernehmen können. Der vegetative Stentor besitzt etwa 50—70 Micronuclei, die meist in der Nähe des Macronucleus liegen, etwa wie dies Fig. 31 zeigt, teils auch unmittelbar am Macronucleus anliegen. Es sind kuglige, stark färbbare Körper, die keinerlei Struktur erkennen lassen. Eine Kernmembran kann, je nach der Fixierung, sichtbar sein oder fehlen. Die Größe der Micronuclei im normalen Zustand entspricht der in Fig. 31.

Bald nach Beginn der Conjugation geben die Micronuclei den Zusammenhang mit dem Macronucleus auf und liegen frei im Protoplasma verteilt. Dabei beginnen sie ein intensives Größenwachstum. Fig. 1 zeigt ein frühes Stadium dieser Wachstumsperiode; hier sind noch alle Kerne stark gefärbt. Später, mit wachsender Größe, wird die Färbbarkeit geringer. Die Micronuclei sind in den Präparaten wenig, mitunter fast gar nicht gefärbt und erscheinen völlig homogen. Das Chromatin ist offenbar so fein und gleichmäßig verteilt, daß es sich der Wahrnehmung entzieht. Die Größe übertrifft die der normalen Micronuclei sehr bedeutend. Bis zu diesem Stadium des Heranwachsens kommen alle Micronuclei eines Tieres, ohne daß Unterschiede sichtbar werden. Sobald aber die maximale Größe erreicht ist, ändert sich das. Man sieht dann häufig in den Präparaten Micronuclei, die zu mehreren (bisweilen über 10) verklumpt von einer Vacuole umgeben sind und offenbar degenerieren. Unter den übrigen Kernen treten nun bald Teilungen auf, die ich zum Unterschied von späteren Teilungen „Vermehrungsteilungen“ nennen will, ohne damit über ihre Bedeutung zu urteilen. Ich konnte oft gleichzeitig in einem Tier bis zu 20 Mitosen beobachten, daneben dann noch bis zu 40 Ruhekerne. Es ist wahrscheinlich, daß alle Kerne diese Teilungen durchmachen; beweisen läßt es sich nicht, weil es nicht ganz a tempo geschieht. Auch darüber, ob in diesen Teilungen schon eine erste Reifungsteilung zu erblicken ist, kann ich nicht entscheiden. Ich halte dies nach dem Charakter der späteren Reifungsteilungsstadien für unwahrscheinlich. Dagegen halte ich es

für möglich, daß jeder Kern mehrere „Vermehrungsteilungen“ durchmacht, bevor er in die Reifungsperiode tritt.

Die Zahl der Kerne ist auf diesem Stadium sehr variabel; bei niedrigen Zahlen kommt es vor, daß sich alle Kerne gleichzeitig teilen. Am häufigsten trifft man die Mitosen auf dem Stadium der Äquatorialplatte, in dem sie anscheinend ziemlich lange bleiben; alle anderen Stadien der Mitose sind selten und scheinen demnach rasch zu verlaufen. Fig. 2 und 3 zeigen das gesamte Kernmaterial zweier Copulae zur Zeit der Vermehrungsteilungen. In stärkerer Vergrößerung ist der Verlauf der Vermehrungsteilungen in Fig. 36—65 dargestellt.

In dem vorher völlig homogen erscheinenden Kern sammelt sich das Chromatin an einer Seite, während sich gegenüber eine Spitze allmählich ausbildet (Fig. 36). Diese Spitze bildet später den einen Pol der Spindel. Das Chromatin wird nun anscheinend durch Zugfasern, die von der Spitze ausgehen (Fig. 37—40), zum Äquator gezogen. Dabei befindet sich meist nur an der Peripherie Chromatin, das schließlich als Ring den Äquator des Kernes umgibt (Fig. 40 u. 41). Der zweite Pol der Spindel wird erst bedeutend später ausgebildet als der erste.

Diese Art der Ausbildung der Äquatorialplatte erscheint mir sehr wichtig zum Verständnis anderer Erscheinungen. Einmal kann man daraus das Auftreten heteropolarer Mitosen erklären, wie sie in Fig. 42—47 abgebildet sind, und wie sie auch sonst ziemlich häufig in den Präparaten vorkommen.

Ferner werden dadurch die Kerne verständlich, von denen auf Fig. 5 und Fig. 67 je vier Exemplare gezeichnet sind, und die später noch mehrfach zu erwähnen sind. Diese Kerne haben folgendes Aussehen. Innerhalb der Kernmembran findet sich ein Kegel von feinen Fasern, dessen Basis und Spitze die Kernmembran berühren. An der Basis liegt in unregelmäßigen Klumpen, eng gedrängt, das Chromatin. Gegenüber laufen die Fasern in einer meist scharfen Spitze zusammen. Nach den Bildern, die Enriques (1907) von *Opercularia coarctata* veröffentlicht hat, könnte man annehmen, daß diese Kerne eben aus der Mitose hervorgegangene Tochterkerne und die Fasern der Rest der Spindelfasern sind. Diese Annahme ist aber für *Stentor coeruleus* völlig unhaltbar. Erstens ergibt das vergleichende Studium meiner Präparate, daß diesen Stadien kaum Mitosen vorausgegangen sein können; es zwingt vielmehr zu der Annahme, daß diese Kerne sich nach einem Ruhestadium im Zu-

stande der Degeneration befinden. Zweitens zeigen die Telophasen (vgl. Fig. 64 und 65) ein ganz anderes Aussehen.

Dagegen haben jene degenerierenden Kerne die größte Ähnlichkeit mit den in Fig. 36–38 abgebildeten Vorbereitungsstadien der Vermehrungsteilungen. Ich nehme daher an, daß diese Kerne beginnen, sich zu teilen, aber degenerieren, bevor sie das Stadium der Äquatorialplatte erreicht haben.

Auf das Auftreten dieser degenerierenden Kerne werde ich weiter unten, bei der Besprechung der Reifungsteilungen, nochmals zurückkommen.

Wenn bei den Vermehrungsteilungen das Chromatin den Äquator als Ring erreicht hat (Fig. 41), so wandert es von der Peripherie auch in die Mitte der Äquatorialebene, worauf die Ausbildung der Chromosomen beginnt. Gleichzeitig ist an den Polen der Spindel eine Veränderung zu bemerken. Es erscheinen helle Polkappen, die scharf gegen den übrigen Spindelkörper abgesetzt sind (Fig. 48—56). Die Spindelfasern sind nur vom Äquator bis zu dem Rande der Polkegel zu verfolgen; diese selbst durchziehen sie nicht.

Im Polkegel sind auf diesem Stadium bisweilen Centriole sichtbar (Fig. 49—52). Es sind kleine, kuglige, schwach gefärbte Körper, die nicht genau am Pol, sondern etwas tiefer in der Polkappe liegen. In meinen Präparaten sind Centriole äußerst selten nachweisbar. Nur in vereinzelten Spindeln erscheinen sie scharf und dunkel gefärbt und auch dann meist nur an einem Pol der Spindel deutlich (Fig. 49—52). Verschwommene dunkle Flecke, wie auf Fig. 48 und 53 finden sich etwas häufiger. Gewöhnlich findet sich jedoch in meinen Präparaten auf entsprechenden Stadien zwar deutlich die helle Polkappe aber keine Spur von Centriolen; wie auf Fig. 54—56.

Ich habe wenigstens 200 Copulae untersucht, die Spindeln enthielten auf Stadien, die denen der Fig. 48—56 entsprechen. Darunter waren nur 5 oder 6, in deren Spindeln ich Centriole nachweisen konnte. Wo sie sichtbar sind, zeigen aber gewöhnlich alle oder doch viele Spindeln der betreffenden Copula Centriolen. So sind z. B. auch die Bilder 49—52 nach Spindeln einer einzigen Copula gezeichnet. Dieser Umstand spricht dafür, daß die Färbung und Differenzierung die Centriolen in diesen Fällen dargestellt haben, gewöhnlich aber versagen. An der Centriolennatur dieser Körperchen ist nicht zu zweifeln, und ein zufälliges vereinzeltes Auftreten von Centriolen ist undenkbar. Dagegen ist es sehr einleuchtend daß ein so winziges Körperchen, wie es das Centriol bei *Stentor*

*coeruleus* ist, bei der Differenzierung leicht verschwinden oder bei der Untersuchung übersehen werden kann.

Aus häufig auftretenden Bildern wie Fig. 48 und 53 könnte man ableiten, daß die Centriole sich hier nur für kurze Zeit konzentrieren und sich dann wieder auflösen. Ich lege diesen Bildern jedoch wenig Wert bei, zumal da die genaue Seriierung dieser Stadien bei den difficilen Chromosomenverhältnissen höchst unsicher ist. Die Zahl der Chromosomen der Vermehrungsteilungen konnte ich nicht feststellen; sie dürfte ungefähr 80 betragen. Die Chromosomen sind jedoch so klein, daß diese Zahl nur als ziemlich unsichere Schätzung anzusehen ist. Es ist außerdem bei den geringen Dimensionen (die ganze Spindel ist nur $9-10\,\mu$ lang) im einzelnen Falle nicht deutlich zu erkennen, ob die Chromosomen sich schon in die Tochterchromosomen geteilt haben oder nicht. Bevor die Tochterplatten auseinanderweichen, ändert sich die Gestalt der ganzen Spindel. An Stelle der Spindelform tritt eine Tönnchenform (Fig. 57—60). Die Polkegel werden breiter und flacher; schließlich nimmt die Spindel eine langgezogene fast oder ganz zylindrische Form an (Fig. 61 u. 62). Inzwischen haben die Tochterplatten ihre Wanderung vom Äquator zu den Polen begonnen. Dabei ist zu bemerken, daß das Stück der Spindel zwischen den Tochterplatten frei von Fasern und bedeutend heller erscheint als die Stücke zwischen den Polen und Tochterplatten, in denen Zugfasern sichtbar sein können; (Fig. 60; vgl. auch Fig. 10). Das Chromatin erreicht die Pole noch in Form von Körnchen, die sich dann bald zu kompakten, stark färbbaren Halbkugeln konzentrieren (Fig. 64 u. 65). Der lange, meist etwas gewundene Spindelkörper degeneriert im Protoplasma.

Nach Abschluß der Wachstums- und Vermehrungsperiode folgt die Periode der Reifungsteilungen. Dieses Stadium bietet der Untersuchung die größten Schwierigkeiten, Wie schon oben gesagt, ist es möglich, daß die von mir als „Vermehrungsteilungen" beschriebenen Teilungen schon Reifungsteilungen sind. Jedenfalls folgen ihnen andere Teilungen, die sich durch etwas geringere Größe auszeichnen. Gleichzeitig treten nun bis zur Ausbildung der Geschlechtskerne die beschriebenen degenerierenden Kerne, deren Kegelform ich als Rudiment einer Mitose erklärt habe, massenhaft auf. Jedoch macht im Anfange der Reifungsperiode anscheinend noch eine ziemlich große Zahl von Kernen Teilungen durch, die völlig zu Ende geführt werden. Am Ende der Reifungsperiode finde ich Bilder wie das Fig. 4 dargestellte. Die Spindeln sind bedeutend kleiner als die der Vermehrungsteilungen (vgl. Fig. 2 u. 4). Daneben liegen überall degenerie-

rende Kerne. Es ist möglich, daß die beiden auf Fig. 4 dargestellten langen Telophasen schon die Bildung der Geschlechtskerne bedeuten. Über die Zahl und den Verlauf der Reifungsteilungen bei *St. coeruleus* kann man, da die Zählung der Chromosomen gänzlich unmöglich erscheint, nur durch Vergleichung der Zahl und Größe der Mitosen unter Berücksichtigung der degenerierenden Kerne genaueres feststellen. Gelegentlich weiterer Untersuchungen, die ich über die Reifungsteilungen von *Stentor polymorphus* anzustellen beabsichtige, werde ich versuchen, auch die Reifungsteilungen bei *St. coeruleus* näher zu studieren. Nach meinem bisherigem Material kann ich erst über den Abschluß der Reifungsperiode, die Bildung der Geschlechtskerne, wieder genauere Angaben machen.

Die letzte Mitose (vor der Befruchtung), die den Stationärkern und Wanderkern liefert, kann ich mit Bestimmtheit nachweisen. Fig. 5 zeigt ein derartiges Stadium; zwei Mitosen auf dem Stadium der Äquatorialplatte, je eine in jedem Tier. Daneben liegen auch hier wieder degenerierende Kerne von der beschriebenen Form. Zu beachten ist die erheblich verringerte Größe; Fig. 66 zeigt eine dieser Mitosen in derselben Vergrößerung, wie Fig. 36—65. Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Masse des Chromatins und des Achromatins stark verkleinert ist. Die Zahl der Chromosomen ist auch hier leider nicht gut feststellbar; ich schätze sie auf höchstens 20. Auf die Frage der Reduktion werde ich bei der Besprechung von *St. polymorphus* näher eingehen. Aus dieser Teilung gehen Stationär- und Wanderkern hervor. Der Stationärkern bleibt frei im Protoplasma, jedoch nicht weit von der Grenze beider Tiere liegen, während der Wanderkern sich sogleich an die Grenze anlegt (Fig. 6). Beide Kerne, von sehr geringer Größe, zeigen das Chromatin zu einer dichten Masse vereinigt. Der Wanderkern wird bald umgeben von einer Kalotte dichten Protoplasmas, die an ähnliche Gebilde erinnert, die Prandtl bei *Didinium nasutum* beschrieben hat. Dieser Hof von homogenem Protoplasma zeichnet sich im Präparat immer durch seine gleichmäßige, etwas dunkle Färbung aus und lenkt bei der Untersuchung sofort die Aufmerksamkeit auf den Wanderkern, der sonst, besonders wenn er sich flach an die Scheidewand preßt, leicht wegen seiner geringen Größe übersehen werden könnte. Ob diesem eigenartigen Protoplasma eine aktive Rolle zukommt, indem es den Wanderkern vor sich herschiebt, oder ob es ihm nur passiv folgt, ist ungewiß; die früheren Stadien sprechen für die erste, die späteren für letztere Annahme. Der Wanderkern auf Fig. 6 befindet sich unmittelbar vor dem Übertritt.

Vor dem andrängenden Wanderkern zerreißt die trennende Membran und der Wanderkern bewegt sich in dem anderen Tiere in der Richtung auf dessen Stationärkern. Dabei tritt nicht nur der Wanderkern, sondern auch die ganze hinter ihm liegende dichte Protoplasmakalotte durch die Öffnung hindurch und dringt ein Stück weit in das andere Tier ein. Diese Bewegungen erfolgen anscheinend sehr rasch; denn während sich in meinen Präparaten der Wanderkern kurz vor dem Übertritt sehr häufig findet, konnte ich ihn zwischen Übertritt und Befruchtung nur wenige Male beobachten. Fig. 7 zeigt einen Wanderkern in dieser Zwischenzeit. Er erscheint beträchtlich aufgelockert, und es hat den Anschein, als ob er vorher nur passiv unter dem Druck der Protoplasmakalotte die dichte Gestalt der Fig. 6 angenommen habe, die er nach Aufhebung dieses Druckes sofort wieder aufgibt. Das Chromatin ist polar angeordnet; an der dem Stationärkern zugewandten Seite liegt mehr, an der ihm abgewandten Seite weniger Chromatin. Diese Polarität ist noch stärker ausgebildet auf dem etwas späteren Stadium, das Fig. 9 zeigt. Das Chromatin ist nach vorn konzentriert; nach rückwärts gehen von ihm strahlige Fäden aus. Auf Fig. 9 bemerkt man gleichzeitig die Durchbruchstelle in der Scheidewand der beiden Tiere, sowie das homogene Protoplasma, das mit dem Kern übergewandert ist und sich noch deutlich von dem übrigen Protoplasma unterscheidet. Fig. 8 zeigt einen Schnitt von dem anderen Tiere derselben Copula. Auch hier ist der Rest des homogenen Protoplasmahofes sichtbar. Der Wanderkern hat hier den Stationärkern bereits erreicht. Auffallend ist die Ähnlichkeit mit der Befruchtung bei Metazoen; der Stationärkern ist groß und aufgelockert wie ein weiblicher Vorkern bei Metazoen.

Das nächste Stadium, das ich finden konnte, ist das der Befruchtungsspindel; dargestellt auf Fig. 10. Eine Unterscheidung des Chromatins vom männlichen und weiblichen Kern, wie sie bei anderen Infusorien von Hertwig und Hamburger bei *Paramaecium*, von Prandtl bei *Didinium* beschrieben wird, ist hier nicht mehr möglich. Die Mitose selbst ist auf diesem Stadium den Vermehrungsteilungen ähnlich; die Telophase zeigt eine etwas gedrungenere Gestalt (Fig. 11). Die daraus hervorgehenden zwei Kerne sind auf Fig. 12 abgebildet; jeder enthält ein großes Caryosom.

In dieser Zeit ist die Befruchtungsspindel und ebenso die zwei daraus resultierenden Kerne und Spindeln stets umgeben von einem Hof dichteren Protoplasmas (Fig. 10, 12, 13 u. 14). Besonders klar tritt dies auf Fig. 13 hervor, die den Beginn der zweiten Teilung

zeigt. Das Protoplasma des Stentors enthält hier zahlreiche Granula, die den homogenen Protoplasmahof als dichter Ring umgeben und in weiterer Entfernung nur spärlich auftreten. Die Ausbildung der Spindel erfolgt hier besonders schön in der oben beschriebenen Weise; die Chromosomen sind an einer Seite des Kernes schon gebildet und von ihnen aus laufen Fasern zu dem gegenüberliegenden spitzen Pol.

Der weitere Verlauf der zweiten Teilung ist an der Hand der Bilder (Fig. 14—17) leicht zu verfolgen. Auf dem Stadium der Äquatorialplatten (Fig. 14) zeigen sich auch hier die beschriebenen hellen Polkegel. Auch die frühen Telophasen entsprechen denen der Vermehrungsteilungen (Fig. 15). Dann allerdings geht die Entwicklung etwas abweichend weiter. Die Tochterkerne werden relativ groß und lassen keinerlei Struktur erkennen; der Rest des Spindelkörpers reißt ab und degeneriert im Protoplasma (Fig. 17). Die zweite Teilung nach der Befruchtung liefert demnach vier völlig gleichartige Kerne. In den anfangs gleichmäßig hellen Kernen (Fig. 17) bilden sich Caryosome aus, und auch auf diesem Stadium sind alle vier Kerne durchaus gleichmäßig ausgebildet (Fig. 18).

Ungefähr zu dieser Zeit, bisweilen etwas früher, bisweilen etwas später, tritt die Trennung der beiden Conjuganten ein. Die Entwicklung geht nun im jungen Exconjuganten, besonders in den ersten 6 Stunden, sehr rasch weiter.

Zwei von den vier Kernen beginnen ein stetiges Wachstum; sie sind zu neuen Macronuclei bestimmt. Die beiden anderen bilden sich zur Spindel um; allerdings etwas anders, als bei den früheren Teilungen. Im Anfang ist die ganze Spindel gleichmäßig stark färbbar (Fig. 20); später gelang es zwar, eine Äquatorialplatten- und eine Tochterplattenspindel herauszudifferenzieren (Fig. 21), aber die dunklen Teile der Spindel waren auch hier völlig homogen; Chromosomen waren nicht erkennbar. Im weiteren Verlauf finden sich dann anfangs meist vier ziemlich große (Fig. 23, 25, 26), später mehrere und kleinere Micronuclei. Auf älteren Stadien habe ich nur noch einmal (Fig. 28), 2—4 Tage nach Trennung der Copula, Mitosen von Micronuclei gesehen; diesmal mit scharfer Ausbildung von Chromosomen. Da diese Teilungen schnell verlaufen dürften, ist es wohl erklärlich, daß ich sonst keine in der großen Zahl der untersuchten Exconjuganten gefunden habe. Ich nehme an, daß auch die weitere Vermehrung der neuen Micronuclei durch mitotische Teilung geschieht. Etwa 8 Tage nach Trennung der Copula haben die neuen Micronuclei meistens wieder die Größe und Lage

(in der Nähe des Macronucleus), allerdings nicht immer die Zahl der Micronuclei im vegetativen Stentor.

Bedeutend unregelmäßiger verläuft die Ausbildung des neuen Macronucleus. Nachdem in den ersten Stunden stets zwei Placenten zu finden sind, die zum Macronucleus heranwachsen, treten bald darauf ganz regellose Zahlenverhältnisse auf. So finde ich einen Tag nach Beendigung der Conjugation Exconjuganten mit einer, zwei, drei, vier und mehr, bis zu zehn Macronucleusplacenten. Ich erkläre das daraus, daß die Placenten schon jetzt die Fähigkeit haben, einerseits miteinander zu verschmelzen, andererseits sich amitotisch zu teilen. Das Chromatin, vorher in den verschiedensten Formen sichtbar, bald in Netzform verteilt, bald als Caryosom oder in chromosomenähnlichen Teilchen ausgebildet, tritt kurze Zeit fast völlig zurück. Dann erscheinen, beim weiteren Wachstum, Nucleolen in wachsender Zahl im Kern (Fig. 27 u. 28). Am Ende der ersten Woche haben die Placenten, soweit sie sich normal entwickeln, die Struktur, nicht aber die Form des normalen Macronucleus erreicht.

Vorher, nach Ablauf des ersten Tages, sind, wie ich schon erwähnte, die alten Macronucleusglieder verschwunden. Während der ganzen Dauer der Conjugation und im jungen Exconjuganten liegen sie als kuglige, stark färbbare Körper im Tier zerstreut, offenbar noch in Funktion befindlich. Sobald aber die neuen Macronucleusanlagen eine ähnliche Größe erreicht haben, degenerieren die alten Glieder (Fig. 29) und werden sehr schnell vom Protoplasma abgebaut.

Die Wiederherstellung der normalen Rosenkranzform des Macronucleus muß auf zwei Wegen erfolgen. Einmal dadurch, daß die vorhandenen Placenten sich einschnüren und so in die Glieder des Rosenkranzes zerfallen. Solche Einschnürungen (Fig. 30) habe ich sehr häufig beobachtet. Besonders wenn nur eine langgestreckte Placenta vorhanden ist, treten manchmal mehrere Einschnürungen gleichzeitig auf. Schwieriger ist das Entstehen der Rosenkranzform zu verstehen, wenn der Exkonjugant zahlreiche, meist ovale Placenten enthält. Obgleich ich nur wenig Bilder gesehen habe, die ähnliche Gebilde zeigen, nehme ich doch an, daß in diesem Falle die Placenten durch Auswüchse miteinander in Verbindung treten. Eine andere Erklärung als die, daß diese zahlreichen Placenten verschmelzen, ist nicht möglich. Eine Veringerung der Zahl der Placenten durch Teilung des Tieres, wie sie von anderen Infusorien beschrieben wurde, findet bei Stentor nicht statt. Die früheste Teilung eines Exconjuganten, die in meinen Kulturen auftrat, fand 10 Tage nach

Trennung der Conjuganten statt, und der Kernapparat war hier schon völlig ausgebildet, der Macronucleus rosenkranzförmig.

Jedenfalls bestätigen hier meine Untersuchungen die Angaben Balbiani's. Nach 10 Tagen ist der Kernapparat wieder normal, und die später von mir fixierten Exconjuganten unterscheiden sich in nichts von vegetativen Stentoren.

Es seien hier noch einige Bilder beschrieben, wie sie häufig auftreten, wenn der Exconjugant noch mehrere Tage nach der Trennung nur eine oder wenige riesige Placenten enthält. Fig. 32 zeigt eine Placenta, die im allgemeinen noch einen normalen Charakter zeigt. Beachtenswert ist hier, daß sich in der Placenta ein scharf begrenzter Körper, gewissermaßen ein eingeschachtelter Kern befindet, der seinerseits wieder Nucleolen enthält. Solche Bilder konnte ich mehrfach beobachten. Beispiele von starker Nucleolenbildung in großen Placenten sind in Fig. 33—35 abgebildet. Den Placenten der Fig. 35 haften die Micronuclei an, wie einem normalen Macronucleus. Vielleicht könnten sich diese Kerne noch normal entwickeln. Wenn dagegen die Nucleolen wie in Fig. 34 auftreten, so glaube ich, daß solche Kerne als pathologisch aufzufassen sind und zur Regeneration und Weiterentwicklung unfähig sind.

---

## II. *Stentor polymorphus.*

Die Conjugation von *Stentor polymorphus* verläuft im allgemeinen ähnlich wie die von *St. coeruleus*. Ich kann daher dort, wo Übereinstimmung herrscht, auf die genauere Beschreibung der Vorgänge bei *St. polymorphus* verzichten und auf meine Ausführungen über *St. coeruleus* verweisen.

*St. polymorphus* unterscheidet sich in einigen für die Untersuchung wichtigen Punkten von *St. coeruleus*.

Erschwert wird die Untersuchung bei *St. polymorphus* durch die massenhaft auftretenden Symbionten, die Zoochlorellen und Bakterien. Besonders die Zoochlorellen stören dadurch, daß sie den Micronuclei des Stentors auf gewissen Stadien der Entwicklung an Größe und Färbbarkeit sehr ähnlich sehen. Da außerdem oft noch Nahrungsteile Schwierigkeiten machen können, ist es beispielsweise bei Exconjuganten häufig unmöglich, die Zahl der Micronuclei mit Sicherheit zu bestimmen.

Andererseits ist das Kernmaterial bei *St. polymorphus* bedeutend angenehmer zu untersuchen als bei *St. coeruleus*.

Die Micronuclei sind etwas größer und zeigen Chromosomen in bedeutend kleinerer Zahl und in größeren Dimensionen. Der Vergleich meiner Bilder von Mitosen des *St. coeruleus* und des *St. polymorphus* (vgl. Fig. 52 mit Fig. 99; Fig. 66 mit Fig. 106 u. 107; Fig. 10 mit Fig. 81; Fig. 14 mit Fig. 86) zeigt das deutlich. Während es bei *St. coeruleus* meist völlig unmöglich ist, die Zahl der Chromosomen auch nur annähernd zu bestimmen, gelingt die Zählung bei *St. polymorphus* häufig ziemlich leicht. Dabei ist dann allerdings die festgestellte Zahl selten brauchbar, da auch bei *St. polymorphus* schwer zu unterscheiden ist, ob die gezählten Chromosomen als Mutter- oder Tochterchromosomen aufzufassen sind. Nur selten erfolgt die Teilung der Chromosomen so gleichzeitig, wie in der unteren Spindel der Fig. 106. Meist findet man in der Äquatorialplatte geteilte und ungeteilte Chromosomen nebeneinander (Fig. 100, 101, 104, 107) und es wird daher auch bei *St. polymorphus* noch eingehender Untersuchungen bedürfen, bevor die Zahl der Chromosomen völlig einwandfrei genau festgestellt werden kann. Immerhin sind aber auch die annähernd richtigen Zahlen, die ich bisher finden konnte, so interessant, daß ihre Veröffentlichung berechtigt erscheint.

Über die Beobachtung der Conjugation am lebenden Objekt, über die angewandten Untersuchungsmethoden am fixierten Material, über das Verhalten des Protoplasmas und des alten Macronucleus bei *Stentor polymorphus* brauche ich nicht eingehend zu berichten, da hier mutatis mutandis dasselbe gilt, was ich auf S. 365—367 über *Stentor coeruleus* ausgeführt habe.

Die Wachstumsperiode der Micronuclei verläuft ebenfalls ganz wie bei *St. coeruleus*, und auch hier schließen sich die „Vermehrungsteilungen“ an. Fig. 68 zeigt das Micronucleusmaterial eines Copulanten auf diesem Stadium. Auf Fig. 97—99 sind „Vermehrungsteilungen“ bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Die Ausbildung der Chromosomen erfolgt noch vor der der Äquatorialplatte (Fig. 97).

Die achromatischen Bestandteile der Spindeln werden bei *St. polymorphus* selten gut fixiert. Ich fand niemals helle Polkegel und noch weniger Centriolen. Dagegen sind die Chromosomenverhältnisse fast immer ziemlich klar. Selbstverständlich ist aus einer einzigen Äquatorialplatte, wie Fig. 98, keine genaue Zahl festzustellen, denn offenbar liegen hier geteilte und ungeteilte Chromosomen nebeneinander, ohne daß man beide in jedem Falle unterscheiden könnte.

Die Untersuchung einer größeren Anzahl von „Vermehrungsteilungen“ ergab Chromosomenzahlen zwischen 50 und 60 als wahrscheinlich.

Die Reifungsperiode ist auch bei *St. polymorphus* dadurch charakterisiert, daß zahlreiche Micronuclei in der beschriebenen Art degenerieren. Eine verringerte Zahl von Kernen macht die Reifungsteilungen durch.

Die Kerne der Reifungsperiode, wenigstens der späteren, sind leicht zu erkennen. Sie sind nicht, wie die der Wachstumsperiode, homogen schwach gefärbt, sondern enthalten ein deutliches achromatisches Netzwerk, in dem das Chromatin bald in einer zusammenhängenden Masse, bald in einzelnen Stücken liegt (Fig. 69). Die Kerne sind von einem Hof dichten Protoplasmas umgeben, der besonders dadurch auffällt, daß er im Gegensatz zu dem umliegenden Protoplasma von symbiotischen Zoochlorellen und Bakterien völlig frei bleibt (Fig. 70). Die Micronuclei der Wachstumsperiode üben keine derartige Wirkung auf das Protoplasma aus.

Zahl und Art der Reifungsteilungen bei *St. polymorphus* konnte ich noch nicht genau feststellen, da dazu das untersuchte Material zu gering war.

Die Zahl der Chromosomen wird in den Reifungsteilungen gegenüber der in den „Vermehrungsteilungen“ zweifellos vermindert. Besonders Fig. 101 zeigt das sehr deutlich. Sobald ich Gelegenheit habe, beabsichtige ich mit Hilfe weiteren Materials die Reifungsteilungen bei Stentor eingehender zu untersuchen. Wenn auch, wie schon erwähnt, bei *St. coeruleus* wenig Aussicht ist, zu ganz exakten Ergebnissen zu kommen, so darf ich doch hoffen, bei *St. polymorphus*, dank seinen weit günstigeren Chromosomenverhältnissen, das Ziel zu erreichen.

Am Ende der Reifungsperiode finden sich auch hier ähnliche Kernverhältnisse wie bei *St. coeruleus* (Fig. 71), neben einer Anzahl von degenerierenden Kernen in jedem Tier eine Mitose; die letzte, die die beiden Geschlechtskerne liefert. Allerdings kommt es bisweilen vor, daß noch ein zweiter Kern bis zur regulären Ausbildung der Äquatorialplatte kommt. Dieser dürfte aber dann auch bald degenerieren, denn in jedem Falle wird nur ein Stationärkern und ein Wanderkern ausgebildet. Die degenerierenden Kerne zeigen übrigens (Fig. 71) dasselbe Aussehen, wie es bei *St. coeruleus* (Fig. 67) beschrieben wurde.

Die letzte, die Geschlechtskerne liefernde Mitose bei *St. polymorphus* ist in den Fig. 72—74 und 102—107 abgebildet. Die Spindel

liegt meist etwas schräg gerichtet in einem Hof von dichtem homogenem Protoplasma an der Grenze der beiden Tiere. Die Zahl der Chromosomen ist gering; sie dürfte ziemlich sicher mit 14 anzugeben sein. Ihre Teilung erfolgt quer, wie Fig. 106 in der unteren Spindel besonders schön zeigt. In Fig. 107 sind die Chromosomen teils geteilt, teils ungeteilt. Die Chromosomen der Fig. 104, die die beiden Mitosen in Polansicht zeigt, sind als Tochterchromosomen aufzufassen.

Die Tochterchromosomen wandern an die Pole, verschmelzen dort zu einer zusammenhängenden Chromatinmasse und später zu kugligen Kernen (Fig. 73 u. 74). Einer von diesen Kernen liegt schon jetzt dicht an Grenze beider Tiere; es ist der Wanderkern. Der Stationärkern liegt etwas tiefer im Protoplasma und behält seine kuglige Form, während der Wanderkern sich an der Zellwand zu einer dünnen Scheibe abplattet. Beide Kerne sind von Höfen dichten Protoplasmas ohne Symbionten umgeben (Fig. 75).

Der Wanderkern baucht die Scheidewand vor sich aus (Fig. 76), sprengt sie und tritt in das andere Tier über.

Das nächste Stadium, das ich finden konnte, ist in Fig. 77 abgebildet. Im oberen Tiere liegt auf dem großen, stark gewachsenen und schwach gefärbten weiblichen Kern der ebenfalls gewachsene, aber doch kleinere männliche Kern, in dem das Chromatin ähnlich angeordnet ist, wie in den entsprechenden Kernen von *St. coeruleus*. Von der Peripherie des weiblichen Kernes gehen Strahlen aus, darunter links unten eine distinkte, stark gefärbte Faser.

Im unteren Tier der Fig. 77 ist nach der Kernmembran zu urteilen schon ein einheitlicher Kern vorhanden. In seinem Innern sind aber zwei Caryosomen vorhanden, die zweifellos das chromatische Material des männlichen und weiblichen Kernes gesondert repräsentieren. Noch schärfer tritt dies in der Copula der Fig. 78 hervor; in jedem Tier ein einziger Kern von annähernd kugliger Gestalt, der in seinem Innern zwei dicht beieinander liegende Caryosomen enthält. Frühere Autoren (Hertwig, Prandtl und andere) konnten bei anderen Infusorien die männlichen Kernelemente bis in die erste Spindel getrennt verfolgen.

Es muß nun eine Auflösung der Caryosomen erfolgen, die ich nicht beobachtet habe. Darauf beginnt die Ausbildung der Chromosomen (Fig. 79 u. 80), zunächst durch Auftreten weniger großer Chromatinbrocken, die dann in die Chromosomen zerfallen, welche sich im Äquator der inzwischen entstandenen Spindel anordnen (Fig. 81). Die Spindel zeigt zwar breite Pole, in denen man viel-

leicht zwei Spitzen sehen könnte (Fig. 108), sonst ist aber eine Unterscheidung zwischem männlichem und weiblichen Anteil unmöglich.

Die Zahl der Chromosomen bei dieser Befruchtungsspindel ist wieder bedeutend größer als die der letzten Mitosen vor der Befruchtung. Eine genaue Zahl kann ich nicht angeben.

Das Resultat dieser ersten Teilung sind zwei Kerne, die sich völlig gleich sehen. In jedem findet sich ein Caryosom, von dem aus achromatische Fäden zur Kernmembran ziehen (Fig. 82 u. 83). Diese Kerne sind noch immer von homogenem Protoplasma umgeben (Fig. 82), das erst im Laufe der zweiten Teilung verschwindet.

Die Caryosomen des zweikernigen Stadiums werden wiederum aufgelöst, und es beginnt die Ausbildung der Chromosomen für die zweite Teilung, die ich mehrfach beobachtete.

Dies Stadium (Fig. 84) ist besonders interessant. Die Chromosomen werden nämlich oft gleichmäßig über den ganzen ziemlich großen Kern verteilt angelegt. Da die Chromosomen nirgends allzusehr gehäuft sind und eine charakteristische, bohnenähnliche Gestalt haben, sind sie ziemlich leicht zählbar. Ich glaube die Zahl mit einiger Sicherheit auf 56 angeben zu können, obgleich hier und da höhere Zahlen (bis 62) wahrscheinlicher schienen. Auf die Bedeutung dieser und der übrigen erwähnten Chromosomenzahlen komme ich später eingehend zurück.

Die zweite Teilung ergibt vier ebenfalls untereinander völlig gleiche Kerne, die nun nicht mehr von besonderen Höfen von Protoplasma umgeben sind. Auch hier erfolgt die Ausbildung von Caryosomen (Fig. 85) wie vorher und auch später. Das Stadium der Caryosomen dauert jedesmal relativ lange und findet sich häufig in den Präparaten.

Es folgt die dritte Teilung, dargestellt in Fig. 86. Alle vier Kerne teilen sich gleichzeitig und gleichmäßig, wenigstens in allen wesentlichsten Punkten. Allerdings können, wie in Fig. 87 oben, auch verschiedene Phasen der Spindel gleichzeitig getroffen werden; es sind dies aber dann die späteren, schnell verlaufenden Phasen.

Die Zahl der Chromosomen beträgt auch hier jedenfalls über 50.

Fig. 87, unten, zeigt Telophasen der dritten Teilung. Das Resultat ist auch hier noch, daß acht Kerne entstehen, die sich in bezug auf Lage und anfangs auch Aussehen völlig gleich verhalten.

Bald ändert sich jedoch diese Gleichartigkeit, und es beginnt die Differenzierung der acht Kerne in solche, die bestimmt sind, den neuen Macronucleus zu bilden und in solche, die sich zu Micronuclei

entwickeln. Bei der Schilderung dieses äußerst interessanten Prozesses werde ich zunächst nur immer die normalen oder idealen Zahlenverhältnisse, die am häufigsten auftreten, anführen und die Abweichungen davon später erwähnen. Normal bilden sechs Kerne den neuen Macronucleus und zwei die neuen Micronuclei.

Zunächst (Fig. 88) finden sich die sechs Kerne, die sich übrigens der Lage nach nicht von den beiden anderen unterscheiden, auf dem Stadium der Ausbildung eines kompakten Caryosoms. Gleichzeitig werden in den zwei Kernen die Chromosomen für eine vierte Teilung angelegt.

Diese vierte Teilung, die nur von den zwei schneller sich entwickelnden Kernen durchgemacht wird, ist in Fig. 89 und, bei stärkerer Vergrößerung, in Fig. 109 gezeichnet. Die Mitosen unterscheiden sich im Habitus nicht von denen der ersten, zweiten oder dritten Teilung. Auch hier ist die Chromosomenzahl groß; vermutlich beträgt sie 56.

Während diese vierte Teilung der künftigen Micronuclei beginnt, werden in den sechs Macronucleusanlagen die Caryosome zu größeren Anhäufungen chromatischer Körnchen aufgelockert (Fig. 89). Zur Zeit der Telophase der vierten Teilung der Micronucleusanlagen sind die sechs Macronucleusanlagen vollständig gleichmäßig von chromatischen Zügen durchsetzt, die sich deutlich zu einem Spirem anordnen (Fig. 90). In Fig. 91 ist die Entwicklung weiter fortgeschritten. Aus den zwei Mitosen sind vier Tochterkerne hervorgegangen, die nun im Habitus schon ganz den Charakter von Micronuclei zeigen. In jedem der sechs Macronucleusanlagen erscheint ein Spirem, das in der Zeichnung nur unvollkommen wiedergegeben werden konnte. Anscheinend liegt ein einheitlicher Spiremfaden vor.

Gleichzeitig haben die Macronucleusanlagen ein stetiges Wachstum begonnen, wie aus dem Vergleich hervorgeht.

Ungefähr zu dieser Zeit erfolgt die Trennung der Copula. Fig. 90 u. 91 sind noch nach Tieren gezeichnet, die sich in Conjugation befanden, Fig. 92—96 nach Exconjuganten.

Im jungen Exconjuganten finden wir also normal vier Micronuclei und sechs Macronucleusplacenten.

Die Entwicklung der Micronuclei bietet weiter nichts Besonderes. Teilungen habe ich in Exconjuganten nicht gefunden, wohl nur, weil mein Material dazu zu wenig zahlreich war. Da aber in späteren Stadien mehr als vier Micronuclei auftreten, so darf man annehmen, daß auch diese durch mitotische Teilungen, analog den bei *St. coeru-*

*leus* beschriebenen, gebildet werden. Später finden sie sich auch bei *St. polymorphus* in der Nähe der Macronucleusglieder oder diesen unmittelbar anliegend (vgl. Fig. 96).

Die Macronucleusanlagen verließen wir auf dem Stadium des einheitlichen Spirems (Fig. 91). Dieses Spirem wird bald zerlegt in einzelne Teile, die man ihrem Aussehen nach als Chromosomen bezeichnen muß (Fig. 92).

Zur Fig. 92 und den folgenden ist zu bemerken, daß hier von jeder Macronucleusanlage nur ein dünner Schnitt, also nur ein Teil der Chromosomen abgebildet wurde.

Die Chromosomen (Fig. 92) sind bald stabförmig gerade, bald gebogen und von verschiedener Länge, aber gleicher Dicke. Schon auf Fig. 92 kann man in vielen Chromosomen das Auftreten eines deutlichen Längsspaltes beobachten. Zur vollen Ausbildung ist der Spalt in den auf Fig. 93 dargestellten Macronucleusanlagen gekommen. Hier findet sich überhaupt kein einheitliches Chromosom mehr, sondern stets zwei parallel liegende Stäbchen. Die Zahl der Chromosomen der Fig. 92 und der Chromosomenpaare der Fig. 93 ist ziemlich hoch. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch sie mit etwa 56 anzugeben ist.

Die gespaltenen Chromosomen der Fig. 93 haben an Masse und Färbbarkeit gegenüber denen der Fig. 92 schon bedeutend verloren. Gleichzeitig beginnt sich im Innern der Macronucleusanlage ein Körper zu bilden, der sich auf den folgenden Stadien klarer findet, ein homogen schwach gefärbter Körper, der innen chromatisch gefärbte Brocken enthält und nach außen nicht scharf begrenzt ist.

Dieser Körper, vermutlich aus Plastin bestehend, erscheint später, außen scharf konturiert und innen größere chromatische Massen enthaltend, regelmäßig in allen Macronucleusanlagen. Bei der weiteren Entwicklung tritt zunächst die plastinartige Substanz zurück, und später verschwinden auch die chromatischen Einschlüsse. Über die Bedeutung und Funktion dieser Zentralkörper in gewissen Entwicklungsstadien der Macronucleusanlagen kann ich keine Angaben machen.

Die Chromosomen verlieren, bald nachdem sie gespalten sind, ihre regelmäßige Anordnung, ihre Form und Färbbarkeit. Auf Fig. 94 sehen wir nur noch unregelmäßige chromatische Züge, unter denen kein Chromosom mehr unterschieden werden kann, und dazwischen neu auftretende Nucleolen. Die Reste der Chromosomen verschwinden völlig, und in dem durchweg homogen erscheinenden Macronucleuskern liegen auf Fig. 95 neben dem beschriebenen zentralen

Körper nur Nucleolen. Über die weitere Ausbildung des neuen Macronucleus von diesem Stadium aus gilt dann dasselbe, was bei *St. coeruleus* gesagt wurde.

Auch bei *St. polymorphus* müssen die Macronucleusanlagen früh die Fähigkeit haben, miteinander zu verschmelzen oder sich amitotisch zu teilen. Da der Exconjugant der Fig. 92 z. B. vier Micronuclei enthält, so ist die Zahl seiner Macronucleusanlagen (acht statt sechs) nur durch die Annahme amitotischer Teilungen zu erklären. Im Anschluß hieran ist mitzuteilen, daß die oben durchgeführten Zahlenverhältnisse (sechs Macronucleusanlagen und zwei, später vier Micronuclei) sich oft modifiziert zeigen. Im oberen Tier der Fig. 89 sehen wir einen Kern, der schon eine Äquatorialplatte gebildet hat; zwei Kerne, die Chromosomen zerstreut ausbilden; zwei Kerne mit lockerem und drei Kerne mit kompaktem Caryosom. Zweifellos wird der erstgenannte Micronuclei bilden; es ist aber nicht zu entscheiden, ob von den zwei folgenden Micronuclei oder Macronucleusanlagen abzuleiten sind. Es zeigt sich denn auch in späteren Stadien eine erhebliche Variabilität. So enthält der Exconjugant der Fig. 93 nur zwei Micronuclei aber sieben Macronucleusglieder, und auch Abweichungen in umgekehrter Richtung (mehr Micronuclei, weniger Macronuclei) kommen vor.

Alle diese Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß die acht Kerne, die aus der dritten Teilung hervorgehen (Fig. 87 unten), tatsächlich noch gleichwertig sind, und daß das verschiedene Tempo der Entwicklung (beginnend auf Fig. 88) entscheidet, welche Kerne zu Macronucleusteilen, welche zu Micronuclei werden. Wodurch die Differenz im Entwicklungstempo veranlaßt wird, ist nicht zu ersehen.

Ein Teil der Kerne entwickelt und teilt sich schnell auf Kosten des Größenwachstums; das sind die zukünftigen Micronuclei.

Der andere Teil wächst schnell und versucht offenbar langsam eine mitotische Teilung auszuführen. Anders kann man die exakte Ausbildung des Spirems, der Chromosomen und der Chromosomenspaltung nicht verstehen. Die Teilung kommt jedoch nicht zur Vollendung. Dagegen zeigt ihre Vorbereitung (Spirem, Längsspalt) eine solche Höhe der Entwicklung, wie wir sie sonst beim Stentor nicht finden.

Diese äußerst interessanten Vorgänge legen natürlich phylogenetische Spekulationen über die Entstehung der Macro- und Micronuclei über die Entwicklung der mitotischen Teilung der Infusorien und andere Punkte nahe.

Hier soll nur eine Frage näher besprochen werden, die des Wertes der Chromosomen und der Reduktion bei Stentor.

Wie beschrieben, beträgt die Zahl der Chromosomen in der Geschlechtskernteilung (Fig. 106) höchstwahrscheinlich 14. In den Reifungsteilungen (Fig. 101) können wir 28 annehmen und in den Vermehrungsteilungen sowie den Teilungen nach der Befruchtung ist die Zahl 56 wahrscheinlich. Daß sich überhaupt auf gleichen Stadien konstante Chromosomenzahlen finden, ist nicht sicher bewiesen, aber nach meinen bisherigen Untersuchungen sehr wahrscheinlich.

Wir hätten demnach bei *St. polymorphus* — und bei *St. coeruleus* scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen — eine zweimalige Reduktion der Chromosomenzahl anzunehmen. Genauere Angaben über den Modus der Reduktion werden erst nach der beabsichtigten eingehenden Untersuchung der Reifungsteilungen möglich sein.

In neuerer Zeit wird häufig versucht, den Chromosomen der Infusorien überhaupt den Wert als Chromosomen abzusprechen. Die sonderbaren Zahlenverhältnisse bei Stentor werden vermutlich auch als Beweis für diese Anschauung angeführt werden.

Mit einem so weitgehenden Urteil sollte man jedenfalls sehr vorsichtig sein. Bei Stentor sind jedenfalls die als Chromosomen beschriebenen Gebilde sowohl da, wo sie in der niedrigsten Zahl (14?) auftreten (Fig. 106), als auch da, wo die vierfache Zahl erscheint (Fig. 86, 92, 83 u. 99), so hoch entwickelt, daß es näher liegt, sie mit den Chromosomen der Metazoen zu vergleichen.

---

## III. **Abnorme Conjugation von drei Tieren.**

Als Abnormität traten in meinem Material mehrfach Conjugationen von drei statt zwei Tieren auf. Ähnliche Fälle sind bei anderen Infusorien (besonders von PRANDTL) beschrieben. Ich habe diese Copulae nach längerer Beobachtung im Leben fixiert und untersucht. Es ergab sich, daß alle drei Tiere gleichmäßig aneinander geheftet waren, ebenso wie bei normalen Copulae. Außerdem hatten auch jedesmal alle drei Tiere die für die Conjugation charakteristischen Veränderungen des Micronucleusmaterials begonnen. Die Micronuclei befanden sich auf dem Stadium des Wachstums oder in „Vermehrungsteilungen“. Spätere Stadien konnte ich leider nicht finden, so daß ich die interessante Frage, ob in diesem Falle nur

zwei Tiere befruchtet werden und das dritte leer ausgeht, oder ob alle drei sich befruchten, bisher nicht beantworten kann. Möglich sind ja beide Fälle.

Übrigens fanden sich während der Conjugationsepidemien in meinem Material auch sonst vielfach Abnormitäten, meist Einzeltiere von abenteuerlichem Bau, die schon durch ihre Bewegung auffielen.

Am Schlusse meiner Abhandlung angelangt, erfülle ich die angenehme Pflicht, meinen verehrten Lehrern, Herrn Geheimrat Richard Hertwig und Herrn Professor Goldschmidt, für die Liebenswürdigkeit, mit der sie mich in das Studium der Zoologie einführten, und für das Interesse, das sie meinen späteren Arbeiten entgegenbrachten, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

## Literaturverzeichnis.

Balbiani, E. G.: Recherches sur les phénomènes sexuelles des Infusoires. Journ. de Physiol. T. 4 1861.

—: Les Protozoires. Leçons faites au Collège de France. Journ. de Micrographie T. 6 1882.

—: Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Ann. des Micrographie T. 4 1892.

Bütschli, O.: Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. 1887—89.

Calkins, G. N. and S. W. Cull: The Conjugation of Paramaecium aurelia (caudatum). Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.

Enriques, P.: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

—: Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Zweite Abhandlung: Wiederconjugante und Hemisexe bei Chilodon. Arch. f. Protistenk. Bd. 12 1908.

Hamburger, C.: Die Conjugation von Paramaecium bursaria Focke. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 1904.

—: Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 1908.

Hertwig, R.: Über die Conjugation der Infusorien. Abh. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. 2 Bd. 17 (1) 1889.

—: Über Befruchtung und Conjugation. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1892.

Hoyer, H.: Über das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors Colpidium colpoda St. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54 1899.

Johnson, H. P.: A Contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morph. Vol. 8 1893.

Maupas, H.: Le rajeunissement kariogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. ser. II T. 7 1889.

Prandtl, H.: Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906.

Prowazek, S.: Protozoenstudien. I. Arb. a. d. zool. Inst. Wien Bd. 11 1899.

Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig 1859—83.

Stevens, N. M.: The Chromosomes and Conjugation in Boveria subcylindrica var. concharum. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 1910.

## Lebenslauf.

Walter Mulsow wurde am 24. März 1890 in Neubrandenburg (Mecklenburg-Strelitz) geboren. Von Ostern 1896—1899 besuchte er die Vorschule, von Ostern 1899—1908 das Gymnasium daselbst, an dem er am 24. März 1908 die Reifeprüfung bestand. Seit dem Sommersemester 1908 widmete er sich an der Universität München dem Studium der Naturwissenschaften. Vom Sommersemester 1909 bis 1912 beteiligte er sich an den ganztägigen Arbeiten im zoologischen Institut unter der Leitung der Herren Geheimrat Hertwig und Professor Goldschmidt.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.